

DOI: 10.5846/stxb201808211780

张彦莉, 庞晓瑜, 申静霞, 袁秀锦, 李迈和, 贺云龙, 雷静品. 植物群落类型和围栏封育对高山林线岷江冷杉幼苗成活的影响. 生态学报, 2020, 40(2): 640-647.

Zhang Y L, Pang X Y, Shen J X, Yuan X J, Li M H, He Y L, Lei J P. Effects of plant community types and fencing on survival of *Abies faxoniana* in the alpine treeline ecotone. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(2): 640-647.

植物群落类型和围栏封育对高山林线岷江冷杉幼苗成活的影响

张彦莉^{1,4}, 庞晓瑜¹, 申静霞¹, 袁秀锦², 李迈和^{4,5}, 贺云龙¹, 雷静品^{1,3,*}

1 中国林业科学研究院林业研究所国家林业和草原局林木培育重点实验室, 北京 100091

2 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091

3 南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 南京 210037

4 瑞士联邦森林、雪和景观研究所, 瑞士苏黎世 CH-8903

5 东北师范大学地理科学学院, 长春 130024

摘要: 林线树种幼苗的生长紧密关系着高山林线的形成。通过室内发芽实验测定了岷江冷杉种子萌发能力。2015 年春, 在川西巴郎山岷江冷杉林线之上的高山林线交错带, 通过播种处理(播种和不播种), 研究了不同植物群落类型(灌木和草地群落)和围栏处理(围栏和不围栏)对岷江冷杉幼苗成活率的影响, 以期为进一步探讨高山林线形成机制提供科学参考。结果表明: (1) 岷江冷杉室内发芽率 31.4%, 成活率随时间下降。(2) 灌木群落的全年日平均空气温湿度显著高于草本群落, 而两群落的全年日平均土壤温度无显著差异。(3) 未播种样地没有发现岷江冷杉幼苗, 说明林线交错带缺乏岷江冷杉种子。(4) 与不围栏样地相比, 围栏封育分别显著提高了岷江冷杉幼苗成活率 2.0% (2015 年) 和 2.2% (2016 年); 与灌木群落相比, 草本群落中岷江冷杉幼苗成活率显著提高 0.8% (2015 年) 和 1.2% (2016 年), 说明灌木对林线交错带幼苗更新具有更强的竞争作用。围栏处理下, 草本群落中岷江冷杉幼苗成活率显著高于灌木群落; 不围栏处理下, 草本群落中岷江冷杉幼苗成活率显著低于灌木群落, 2017 年在不同样地没有幼苗存活, 说明动物干扰对林线交错带森林更新有阻碍作用。研究表明, 高山林线交错带森林更新, 受种子、植物竞争和动物干扰(例如, 放牧)等多方面因素的共同影响, 可以通过播种、植物剔除(去除竞争)和围栏等促进幼苗更新和成活。

关键词: 围栏封育; 群落类型; 岷江冷杉; 高山林线

Effects of plant community types and fencing on survival of *Abies faxoniana* in the alpine treeline ecotone

ZHANG Yanli^{1,4}, PANG Xiaoyu¹, SHEN Jingxia¹, YUAN Xiujin², LI Maihe^{4,5}, HE Yunlong¹, LEI Jingpin^{1,3,*}

1 State Administration of Forestry and Grassland Key Laboratory of Forest Silviculture, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

2 Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

3 Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

4 Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, Zürich CH-8903, Switzerland

5 School of Geographical Sciences, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

Abstract: The growth of seedlings in the alpine treeline ecotone is closely related to the formation of the alpine treeline. An

基金项目: 西部地区高山森林退化机制与恢复技术研究项目(CAFYBB2014ZD001)

收稿日期: 2018-08-21; 网络出版日期: 2019-11-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: leijp@caf.ac.cn

ex situ germination of *Abies faxoniana* was conducted in greenhouse. A full factorial experiment with community type (shrub vs. herb community), seeds (sowing vs. non-seed addition), and fencing (with vs. without) was carried out in situ in the alpine treeline ecotone beyond the *A. faxoniana* treeline on Balang Mts., western Sichuan, to study the effects of community types and fencing on the survival and growth of *A. faxoniana* seedlings in the alpine treeline ecotone. The results showed that (1) the ex situ germination rate of *A. faxoniana* was 31.4%, and the survival rate decreased with time. (2) The annual mean daily air temperature and humidity were significantly higher in shrub community than in herbaceous community, whereas the annual mean soil temperature did not differ between the two communities. (3) *A. faxoniana* seedlings were not found in the plots without seed addition, indicating that the treeline *A. faxoniana* trees did not provide seeds to the treeline ecotone. (4) Compared to non-fence plots, fencing significantly increased the survival rate of *A. faxoniana* seedlings by 2.0% (2015) and 2.2% (2016). Compared to the shrub community, the survival rate of *A. faxoniana* in the herb community increased significantly by 0.8% (2015) and 1.2% (2016), suggesting that the shrubs have much stronger competitive effects on seedlings than herbs. Within the fence treatment, the survival rate of *A. faxoniana* was significantly higher in the herb community than in the shrub community. Within the non-fence treatment, the survival rate of *A. faxoniana* seedlings was significantly lower in the herb community than in the shrub community, and no seedlings survived in the non-fence plots in 2017, indicating that animal disturbance strongly impedes survival and growth of seedlings in the treeline ecotone. The present study showed that the recruitment of trees in the alpine ecotone is strongly determined by seed availability, plant competition, and animal disturbance. Therefore, target seed addition, vegetation removal, and fencing can be used to promote recruitment and growth of trees in the alpine treeline ecotone.

Key Words: fencing; community types; *Abies faxoniana*; alpine treeline

高山林线作为一种生态交错区,是植被对环境长期适应的结果,它对气候变化极为敏感^[1]。高山地带控制影响植物生长的气候因子,气候的变化可能会引起植物生理生态特征的变化,植物的变化又会影响到局部小气候乃至大范围的气候^[2-4]。为了更准确的理解和预测高山林线对外界环境的响应和未来气候条件下林木树种的生理生态过程,首要问题是研究林线形成的机理^[4-5]。岷江冷杉被认为是青藏高原东南缘形成林线的主要树种之一,常在 3000 m 以上地区以纯林形式存在,是该地区阴坡林线的主要建群种,但人为干扰和破坏比较严重^[6]。卧龙自然保护区位于青藏高原东南缘邛崃山脉,当地农民主要从事绵羊和牦牛的放牧^[7],且放养的数量呈现增长的趋势。有统计显示,2015 年放养数量较 2003 年增长了 43.37%,家畜分布区总面积约占自然保护区总面积的 20.52%^[8]。

在树木的生活史中,幼苗生长早期阶段的死亡率最高^[9-10]。在林线进行的人工播种实验中,只有不到 20% 的幼苗能存活到第 2 年^[11]。所以,幼苗成活率低是林线上森林更新受限的主要原因之一^[12]。造成林线树种幼苗成活率低的因素错综复杂,如非生物因素主要有温度、光照、土壤和积雪等,生物因素包括植被、菌根和植食动物等^[12]。过去对高山林线形成机理的研究多集中在低温与树木生长限制之间的关系,低温不仅会引起木质部栓塞和霜冻干旱从而导致幼苗死亡^[13-14],还会对幼苗的生理过程和生长有不利影响^[10,15-16],提出了环境胁迫、碳氮平衡失调、生长受限等众多假说,而繁殖更新障碍作为林线形成机制的假说之一未得到足够重视^[17-18]。

本研究于卧龙国家级自然保护区的巴郎山林线过渡带,以草本和灌木两种群落类型为研究对象,通过岷江冷杉播种及 3 年的围栏处理,同时监测群落样地空气温湿度和土壤温度的变化,探究植物群落类型和围栏封育对林线树种岷江冷杉幼苗存活的影响,为进一步探讨青藏高原东南缘林线的形成机制提供参考。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本试验位于青藏高原东南缘邛崃山脉东坡巴郎山,地理坐标 30°45′—31°25′N, 102°52′—103°24′E, 海拔

3400m。该地是四川盆地向青藏高原的过渡地带,以高山峡谷为主要地貌特征。巴郎山属于高原温带亚湿润气候带,年平均温度 8.4 ℃,年平均降水量 862 mm,其中夏季占 68.1%,年平均相对湿度在 80%左右,气温年差较小,昼夜温差较大,干湿季较为明显,海拔高差较大导致垂直气候差异明显。试验地多为草本植被和灌木丛,植物资源较为丰富,主要有紫地榆(*Geranium strictipes*)、草玉梅(*Anemon erivulari*)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)等。

1.2 样地设置

试验设置灌木(植物群落)+围栏+播种、灌木+围栏+不播种、灌木+不围栏+播种、灌木+不围栏+不播种、草本(植物群落)+围栏+播种、草本+围栏+不播种、草本+不围栏+播种、草本+不围栏+不播种 8 种处理(图 1)。每种处理 5 个重复,共 40 个样地,每个样地面积 5 m×5 m。围栏样地设置:采用孔径为 10 cm,高 1.3 m 的铁丝网进行围栏封育,不围栏样地用同样铁丝在地面围出边界。播种样地设置:种子收集于当地,在未去除原有植物基础上采用穴播方式,每样地 100 个穴,共播种 1500 粒,穴深度 5 cm,穴间距 50 cm,平均每个穴 15 粒种子。在未播种样地,也会用同样方式进行扰动。选择草本和灌木样地各 5 个,设置空气温湿度记录仪(地上 30 cm,HOBO Pro v2 U23-001 型,Onset Computer Cor., USA)和土壤温度记录仪(地下 20 cm,ST-05, Delta-T, UK)监控温湿度变化。

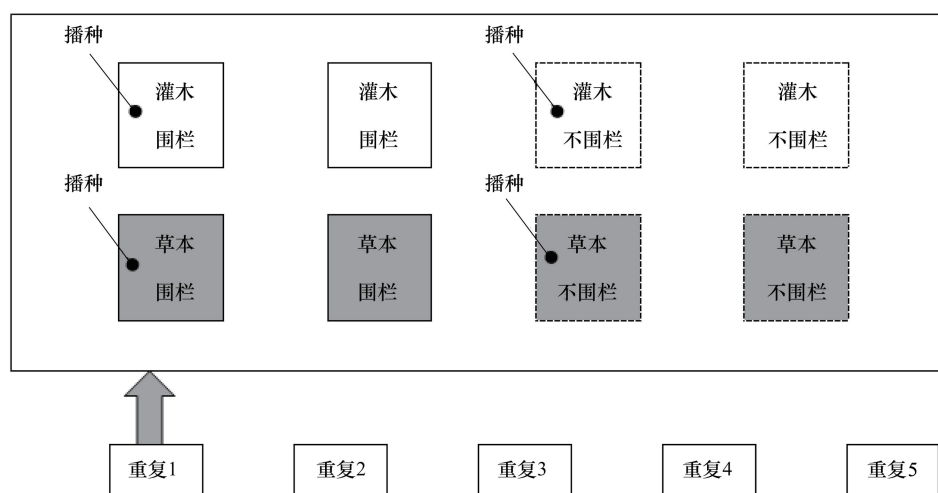


图 1 试验设计图

Fig.1 Experimental design

1.3 研究方法

1.3.1 种子发芽实验

种子发芽实验在室内进行。2015 年 5 月于三个长 40 cm,宽 30 cm,深度 2 cm 的培养盘中共播种 10000 个岷江冷杉种子,覆上透明塑料薄膜,在 25 ℃下光照培养,培养期间保持湿润。在开始出芽时去掉塑料薄膜,在大部分子叶展平后分盆,分于直径 10 cm 的黑色硬塑料的小盆中,每小盆一棵幼苗。种子的萌发以胚根与种子等长为标志。实验时间持续一个月。

发芽率计算公式^[19]:发芽率(%)= 正常发芽种子粒数/参试种子总粒数×100%

1.3.2 野外调查

分别于 2015 年 6 月、7 月、9 月和 10 月、2016 年 5 月、9 月以及 2017 年 7 月对所有样地的岷江冷杉幼苗的存活状况进行调查和记录。

1.3.3 数据处理与分析

本试验所有数据均采用 Microsoft Excel 2013 软件进行数据整理和图表的绘制,不同处理之间的差异使用

SPSS 22.0 软件进行单和多因素方差分析, LSD 法进行显著性检验 ($P < 0.05$) 其中, 不同样地之间温湿度数据采用配对 t 检验。

2 结果与分析

2.1 温室岷江冷杉种子发芽率和幼苗成活率

温室岷江冷杉种子发芽率为 31.4%, 而幼苗成活率从第一次调查的 99%, 随时间在逐渐下降, 至 2015 年 8 月, 成活率降为 92% (图 2)。

2.2 草本和灌木样地中土壤温度和空气温湿度变化

草本样地内土壤平均温度是 6.92°C , 高于灌木样地 (0.17 ± 0.38) $^{\circ}\text{C}$, 平均空气温度和湿度是 3.83°C 和 78.74%, 分别低于灌木样地 (0.22 ± 0.31) $^{\circ}\text{C}$ 和 $3.01\% \pm 7.90\%$ (图 3)。配对 t 检验结果显示, 灌木和草本样地之间日平均空气温湿度达到极显著差异 ($P < 0.01$, 表 1), 而草本灌木样地之间的日平均土壤温度没有显著差异。表明植被生境的不同改变了日平均空气温湿度, 但并未改变日平均土壤温度。

2.3 野外岷江冷杉种源

在试验设计的 20 个未播种样地中, 两年时间的调查结果显示, 未发现岷江冷杉幼苗, 说明此时间段该研究区域缺乏岷江冷杉种子。

2.4 围栏对岷江冷杉幼苗成活率的影响

围栏样地中岷江冷杉幼苗成活率最高为 2.68%, 不围栏样地中最高为 0.85%。与不围栏样地相比围栏处理可极显著提高岷江冷杉幼苗的成活率 ($P < 0.001$, 图 4, 表 2)。2015 年分别显著提高 0.6%、3.0%、2.1% 和 2.3%; 2016 年分别提高 2.5% 和 1.8%, 2017 年提高 0.9%。随着时间的推移, 围栏和不围栏样地岷江冷杉幼苗的成活率均在逐渐降低。2017 年最后一次调查结果显示, 不围栏样地中岷江冷杉幼苗全部死亡。

表 2 岷江冷杉成活率方差分析表

Table 2 ANOVA of survival rate of *Abies faxoniana*

成活率 Survival rate	df	F	成活率 Survival rate	df	F
时间 Time	6	2.7 *	时间×围栏 Time×fence	6	0.9
群落 Community types	1	3.7 *	群落×围栏 Community×fence	1	15.7 ***
围栏 Fence	1	31.3 ***	时间×群落×围栏 Time×community×fence	6	0.4
时间×群落 Time×community	6	0.2			

*** 表示极显著 ($P < 0.001$), * 表示显著 ($P < 0.05$)

2.5 群落类型对岷江冷杉幼苗成活率的影响

草本样地中岷江冷杉幼苗成活率最高为 2.77%, 最低为 0.72%; 灌木样地中岷江冷杉幼苗成活率最高为 2.07%, 最低为 0.13%。与灌木群落相比, 草本样地中岷江冷杉幼苗的成活率显著高于灌木样地 ($P < 0.05$, 图 5, 表 2)。2015 年分别提高 0.8%、0.7%、0.2% 和 1.4%; 2016 年分别提高 1.5% 和 0.9%; 2017 年提高 0.6%。不管是草本还是灌木样地, 岷江冷杉幼苗成活率都在逐渐降低。

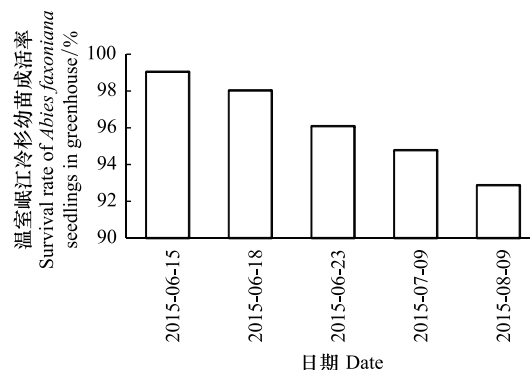


图 2 温室岷江冷杉幼苗成活率

Fig.2 Survival rate of *Abies faxoniana* seedlings in greenhouse

表 1 草本和灌木样地温湿度的差值方差分析

Table 1 ANOVA of difference in temperature and humidity between grassland and shrub plots

指标 Index	df	F
土壤温度 Soil temperature	309	1.321
空气温度 Air temperature	309	-12.950 **
空气湿度 Air humidity	309	-12.767 **

** 表示极显著 ($P < 0.01$), * 表示显著 ($P < 0.05$)

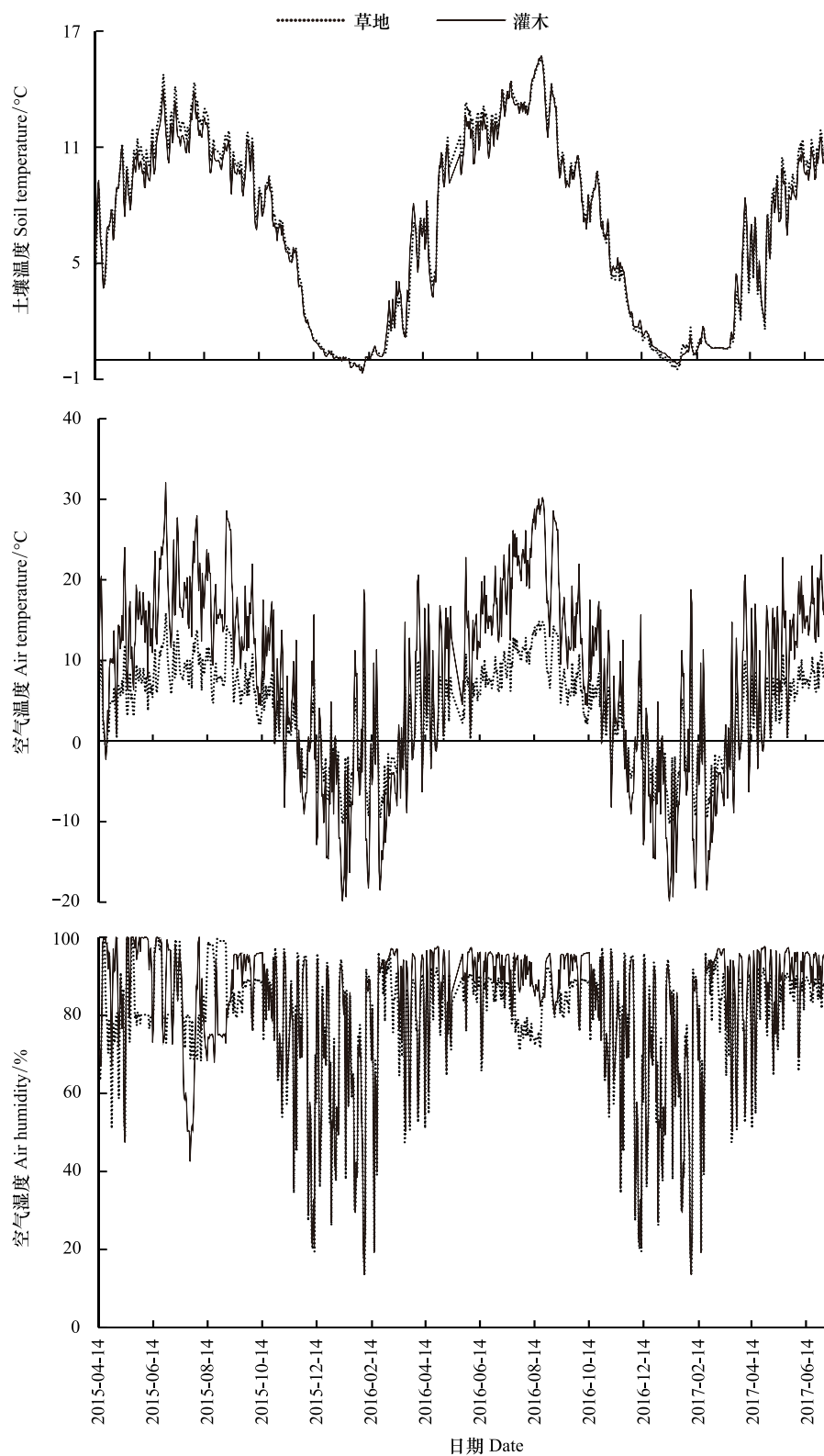


图3 草本和灌木样地的土壤温度和空气温湿度

Fig.3 Soil & air temperature and air humidity in grassland and shrub

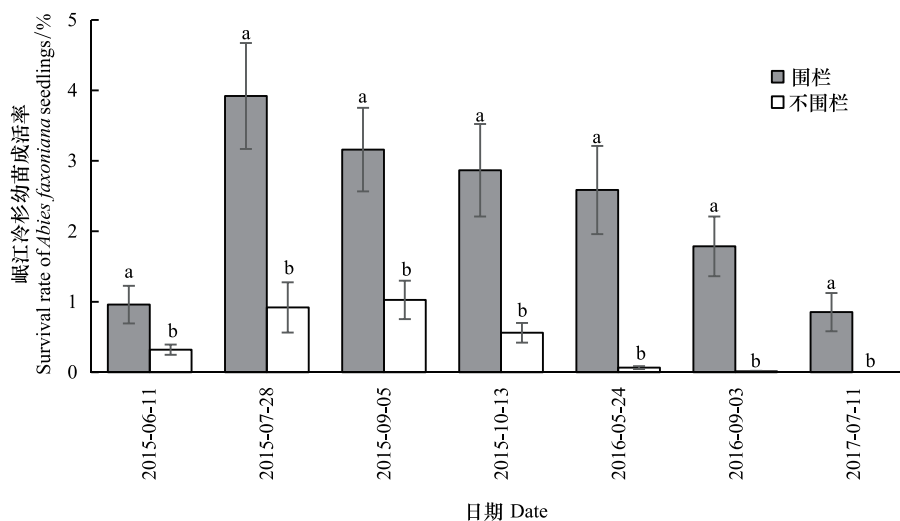


图4 围栏和不围栏处理下岷江冷杉幼苗成活率

Fig.4 Survival rate of *Abies faxoniana* seedlings in fence and non-fence

用不同小写字母表示围栏处理后的差异显著性

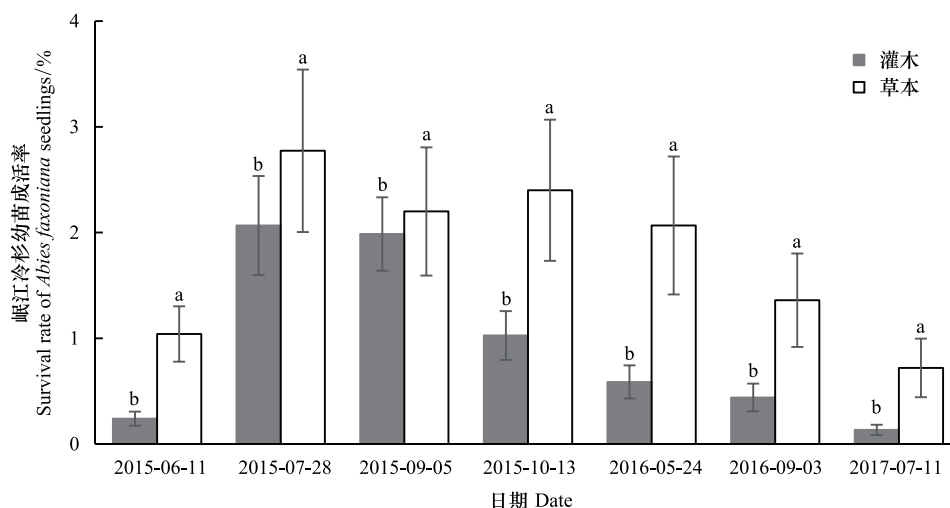


图5 灌木和草本群落的岷江冷杉幼苗成活率

Fig.5 Survival rate of *Abies faxoniana* seedlings in shrub and herb communities

用不同小写字母表示不同群落类型间的差异显著性

2.6 围栏和群落类型交互作用对岷江冷杉幼苗成活率的影响

在不围栏时,草本样地中岷江冷杉幼苗成活率极显著低于灌木样地,2015年分别低0.03%、0.7%、0.7%和0.2%;2016年低0.04%,2017年最后一次调查结果显示,不围栏样地的岷江冷杉幼苗全部死亡。相反,围栏处理后幼苗成活率草本样地极显著高于灌木样地,2015年分别高0.8%、1.4%、0.9%和1.6%;2016年分别高1.5%和0.9%,2017年高0.6%。表明岷江冷杉幼苗成活率在草本样地中对围栏处理表现出较强的增加率($P < 0.001$,图6,表2)。

3 讨论

3.1 围栏、植物群落类型及其交互作用对岷江冷杉成活率的影响

本研究中,室外林线过渡带的幼苗成活率远远低于实验室理想条件下,因为林线过渡带气候恶劣且幼苗

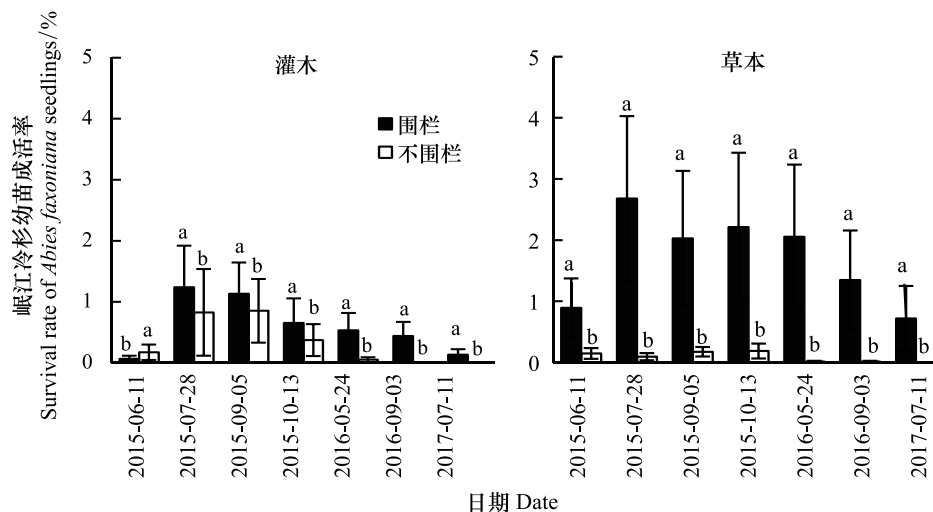


图6 灌木和草本群落中围栏及不围栏处理下的中岷江冷杉幼苗成活率

Fig.6 Survival rate of *Abies faxoniana* seedlings under fence and non-fence in herb and shrub communities

用不同小写字母表示围栏处理后的差异显著性

有可能会被动物采食,不利于成活。结果发现,围栏处理显著提高了草本和灌木群落中幼苗成活率,这与前人研究结果一致^[20]。这主要因为围栏对种子萌发提供了一个保护环境,避免了植食动物的采食。对于草本植物和林线树种幼苗成活的关系,在土壤水分比较充足的林线,草本植物提供的遮荫环境能够提高幼苗存活率^[21]。Germino 等人^[11]研究草本植物和幼苗存活率关系时发现,幼苗在有草本覆盖时的存活率是 90%,没有地被物时是 44%。在无围栏时,灌木样地中岷江冷杉种子发芽率和幼苗成活率则高于草本样地,这可能是由于灌木样地的空气湿度较草本样地的空气湿度的日平均高 3.91%,水分较充足,并且相对草本而言,灌木在一定程度上为种子萌发提供了一个类似围栏的保护的环境。而且,草本在有围栏后超过了灌木的发芽率,可能是因为灌木释放的化感物质有可能阻碍林线树种的种子萌发^[22]。本试验中,幼苗成活率很低,不足 3%。有研究表明,定居林线附近的岷江冷杉幼苗发芽率和成活率不足 5%,这严重影响着种群的顺利更新^[6, 23-25]。

岷江冷杉幼苗的成活除了与植被群落类型和植食动物有关外,低温也是岷江冷杉幼苗存活和生长的重要限制因子^[11, 26-27],根生长时土壤温度低于 6 °C 就会受到强烈抑制^[28]。冷杉幼苗在温度日振幅最大时死亡率最高^[29-30],低于 0 °C 的冻害事件一般随海拔上升而增加^[31-32],大部分植物在 -1.8 °C 以下就会发生冻结^[33]。本实验监测的土壤温度和空气温度显示,低温阶段较多,因此这也是幼苗成活率极低的重要原因。

3.2 不足与展望

高山林线环境复杂,多种环境因子单独或交互影响着林线树种的生存和生长。本文通过围栏处理在草本和灌木群落播种并监测土壤温度和空气温湿度,来探究岷江冷杉幼苗的成活情况。显然,本研究监测的环境因子有限,但研究结果得出围栏和草本群落的交互作用有利于岷江冷杉幼苗的成活,为进一步研究高山林线形成机制提供参考。因此,应尽可能考虑多种因素的影响去探究高山林线的形成机理。

4 结论

高山林线过渡带草本和灌木群落经短期围栏封育和岷江冷杉播种处理后,在围栏样地及围栏处理后的草本群落中的岷江冷杉幼苗成活率显著提高。因此,在高山林线过渡带,通过对植被短期围封,降低人为活动和植食动物的采食,可以提高林线树种岷江冷杉幼苗成活率以及促进其幼苗更新,进而利于林线形成。

参考文献 (References):

- [1] 戴君虎, 崔海亭. 国内外高山林线研究综述. 地理科学, 1999, 19(3): 243-249.

- [2] Körner C. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 1998, 115(4): 445-459.
- [3] Lloyd A H, Fastie C L. Spatial and temporal variability in the growth and climate response of treeline trees in Alaska. *Climatic Change*, 2002, 52(4): 481-509.
- [4] 李明财, 罗天祥, 朱教君, 孔高强. 高山林线形成机理及植物相关生理生态学特性研究进展. *生态学报*, 2008, 28(11): 5583-5591.
- [5] Grace J, Berninger F, Nagy L. Impacts of climate change on the tree line. *Annals of Botany*, 2002, 90(4): 537-544.
- [6] 程伟, 吴宁, 罗鹏. 岷江上游林线附近岷江冷杉种群的生存分析. *植物生态学报*, 2005, 29(3): 349-353.
- [7] 庞晓瑜, 雷静品, 王奥, 邓云鹏. 亚高山草甸植物群落对气候变化的响应. *西北植物学报*, 2016, 36(8): 1678-1686.
- [8] 王晓, 李玉杰, 李程, 张晋东. 卧龙自然保护区放牧对大熊猫的影响. *西华师范大学学报: 自然科学版*, 2018, 39(1): 11-15.
- [9] Maher E L, Germino M J. Microsite differentiation among conifer species during seedling establishment at alpine treeline. *Écoscience*, 2006, 13(3): 334-341.
- [10] Germino M J, Smith W K. Sky exposure, crown architecture, and low-temperature photoinhibition in conifer seedlings at alpine treeline. *Plant, Cell & Environment*, 1999, 22(4): 407-415.
- [11] Germino M J, Smith W K, Resor A C. Conifer seedling distribution and survival in an alpine-treeline ecotone. *Plant Ecology*, 2002, 162(2): 157-168.
- [12] 沈维, 张林, 罗天祥. 高山林线变化的更新受限机制研究进展. *生态学报*, 2017, 37(9): 2858-2868.
- [13] Batllori E, Camarero J J, Ninot J M, Gutierrez E. Seedling recruitment, survival and facilitation in alpine *Pinus uncinata* tree line ecotones. Implications and potential responses to climate warming. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 18(4): 460-472.
- [14] Mayr S. Limits in water relations//Wieser G, Tausz M, eds. *Trees at Their Upper Limit: Treeline Limitation at the Alpine Timberline*. Dordrecht: Springer, 2007: 145-162.
- [15] Cavieres L A, Rada F, Azócar A, García-Núñez C, Cabrera H M. Gas exchange and low temperature resistance in two tropical high mountain tree species from the Venezuelan Andes. *Acta Oecologica*, 2000, 21(3): 203-211.
- [16] Johnson D M, Germino M J, Smith W K. Abiotic factors limiting photosynthesis in *Abies lasiocarpa* and *Picea engelmannii* seedlings below and above the alpine timberline. *Tree Physiology*, 2004, 24(4): 377-386.
- [17] Risser P G. The status of the science examining ecotones: a dynamic aspect of landscape is the area of steep gradients between more homogeneous vegetation associations. *BioScience*, 1995, 45(5): 318-325.
- [18] 宋洪涛, 程颂, 孙守琴. 高山林线形成机制及假说的探讨. *生态学杂志*, 2009, 28(11): 2393-2402.
- [19] 邹莉, 李庆梅, 谢宗强. 巴山冷杉的种实特性及其种子萌发力. *生物多样性*, 2008, 16(5): 509-515.
- [20] 鲁为华. 短期围栏封育下退化绢蒿荒漠草地更新特征研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2010.
- [21] Maher E L, Germino M J, Hasselquist N J. Interactive effects of tree and herb cover on survivorship, physiology, and microclimate of conifer seedlings at the alpine tree-line ecotone. *Canadian Journal of Forest Research*, 2005, 35(3): 567-574.
- [22] Dufour-Tremblay G, De Vriendt L, Lévesque E, Boudreau S. The importance of ecological constraints on the control of multi-species treeline dynamics in eastern Nunavik, Québec. *American Journal of Botany*, 2012, 99(10): 1638-1646.
- [23] 康东伟, 刘夏明, 谭留夷, 康文. 四川省王朗自然保护区岷江冷杉种群结构特征研究. *河北林业科技*, 2010, (3): 15-17.
- [24] 谭留夷, 赵志江, 康东伟, 康文, 李俊清. 王朗自然保护区岷江冷杉林(*Abies faxoniana*)更新及其种群结构分析. *四川林业科技*, 2011, 32(1): 31-37.
- [25] 陈国鹏, 鲜骏仁, 曹秀文, 刘锦乾, 杨永红, 雷炜. 林窗对岷江冷杉幼苗生存过程的影响. *生态学报*, 2016, 36(20): 6475-6486.
- [26] Shen W, Zhang L, Guo Y, Luo T X. Causes for treeline stability under climate warming: evidence from seed and seedling transplant experiments in southeast Tibet. *Forest Ecology and Management*, 2018, 408: 45-53.
- [27] Körner C. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. 2nd ed. Berlin: Springer, 2003.
- [28] Alvarez-Uria P, Körner C. Low temperature limits of root growth in deciduous and evergreen temperate tree species. *Functional Ecology*, 2007, 21(2): 211-218.
- [29] Liu X S, Luo T X. Spatiotemporal variability of soil temperature and moisture across two contrasting timberline ecotones in the sergyemla mountains, Southeast Tibet. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2011, 43(2): 229-238.
- [30] Hellmers H, Genthe M K, Ronco F. Temperature affects growth and development of Engelmann Spruce. *Forest Science*, 1970, 16(4): 447-452.
- [31] Barry R G. *Mountain Weather and Climate*. 3rd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2008: 68-69.
- [32] Li R C, Luo T X, Tang Y, Du M, Zhang X. The altitudinal distribution center of a widespread cushion species is related to an optimum combination of temperature and precipitation in the central Tibetan Plateau. *Journal of Arid Environments*, 2013, 88: 70-77.
- [33] Körner C. *Alpine Treelines: Functional Ecology of the Global High Elevation Tree Limits*. Basel: Springer, 2012: 131-148.